

Biología del camarón *Palaemon serratus* (Pennant, 1777)

JORGE GARRIDO BAUTISTA

Curso de LaTeX y Git. Darwin Eventur
Texto adaptado a partir de mi TFM

Resumen

Repositorio:
https://github.com/JorgeGarridoBautista/Proyecto_Final

El camarón *Palaemon serratus* (Pennant, 1777) es un crustáceo decápodo de la familia Palaemonidae que se distribuye por las costas del este del océano Atlántico y mar Mediterráneo. Su rápido desarrollo y su larga secuencia de estadios larvarios son características de interés para el estudio de los genes que intervienen, de forma directa o indirecta, en los procesos de muda o ecdisis y en la determinación o diferenciación sexual. En el presente artículo se hablará brevemente de todos estos aspectos.

Palabras clave: muda, ecdisis, biología básica, camarón, *Palaemon serratus*

Índice

1. Biología básica de <i>Palaemon serratus</i>	1
1.1. Morfología y reproducción	1
1.2. Desarrollo larvario	1
2. La muda o ecdisis de <i>Palaemon serratus</i>	2
2.1. Regulación hormonal de la muda	2
2.2. Regulación genética de la muda	3
3. Bibliografía	4

1. Biología básica de *Palaemon serratus*

1.1. Morfología y reproducción

El camarón *Palaemon serratus* (Pennant, 1777) es un crustáceo decápodo de la familia Palaemonidae que se caracteriza por su color casi transparente interrumpido por un pereion de líneas longitudinales rojizas que empiezan en el rostro y terminan en el borde posterior. Además de esto, también se distingue de otras especies coetáneas por la presencia de anillas amarillas y rojas en las patas (Zariquiey-Álvarez, 1968). Sin embargo, se ha observado que estas líneas rojas abdominales pueden estar ausentes en individuos que habitan aguas turbias (González-Ortegón and Cuesta, 2006). El nombre de *Palaemon serratus* deriva de su rostrum serrado: se bifurca en su punta y posee un número determinado de dientes en su parte dorsal y ventral (González-Ortegón and Cuesta, 2006). *P. serratus* se distribuye por el océano Atlántico Oriental, desde Cabo Blanco en la costa de Mauritania hasta Dinamarca en el norte de Europa; el Atlántico central (islas Azores) y el mar Mediterráneo, desde el estrecho de Gibraltar hasta las costas de Egipto e Israel (Zariquiey-Álvarez, 1968; Felício et al., 2002).

Es una especie bentónica que habita las zonas intermareales —llegando hasta los 50 metros de profundidad— de fondos rocosos o arenosos cubiertos de macroalgas y fanerógamas marinas (Felício et al., 2002). Es una especie omnívora (Forster, 1951) y presenta cierto dimorfismo sexual, ya que las hembras son más grandes y pesadas que los machos (Guerao and Ribera, 1995). Es una especie que posee fecundación interna y un ciclo de vida corto: la media de edad de *P. serratus* son 3 años (Felício et al., 2002). La época reproductora es entre enero y mayo, aunque en las costas del sur de España se alarga de noviembre a agosto debido a una mayor temperatura (Rodríguez, 1981; Figueras, 1986; Felício et al., 2002). En época reproductora los adultos migran desde aguas continentales a áreas costeras para emparejarse y reproducirse (González-Ortegón and Giménez, 2014).

1.2. Desarrollo larvario

El desarrollo larvario de *P. serratus* ha sido estudiado por varios autores con el fin de identificar sus diferentes estadios larvarios. Los estadios larvarios de esta especie, y en general de los carídeos, se denominan zoeas. Las zoeas se caracterizan por el uso de apéndices torácicos para nadar llamados exópodos. Hasta la fecha no se han establecido los estadios de zoea de *P. serratus* (González-Gordillo et al., 2001), pero muchos autores coinciden en que *P. serratus* posee entre siete y nueve estadios larvarios planctónicos diferentes (tabla 1) (Fincham and Figueras, 1986; Ramonell-Goyanes, 1987). Tanto la temperatura como la salinidad juegan un papel importante en el desarrollo de las zoeas ya que afectan a su tasa metabólica y crecimiento (González-Ortegón and Giménez, 2014). La muda de las zoeas ocurre en la columna de agua de las zonas litorales (Forster, 1951) y la larga secuencia de estadios larvarios permite una dispersión amplia y eficaz de *P. serratus* (Fincham and Figueras, 1986).

Los individuos que alcanzan el último estadio de zoea sufren metamorfosis a los 20-30 días para convertirse en decapoditos (Bellon-Humbert et al., 1978). El estadio de decapodito es el último estadio larvario que precede al primer estadio juvenil (Anger, 2001) y se caracteriza por la transición de la función natatoria de los pereiópodos en zoeas a los pleópodos en decapoditos. El decapodito es por tanto una forma transitoria del modo de vida planctónico al bentónico. Tras el estadio de decapodito, el organismo entra en una fase transitoria donde los caracteres larvarios desaparecen gradualmente y los caracteres juveniles comienzan a aparecer tras varias mudas (Anger, 2001). Durante el desarrollo larvario y el crecimiento de juveniles y adultos se producen varios cambios morfológicos y fisiológicos. En zoeas el crecimiento da lugar a la aparición de segmentos posteriores al caparazón con ocho pares de apéndices natatorios; en juveniles las branquias adquieren función osmorreguladora; y el tracto digestivo y aparato mandibular sufren cambios morfológicos (Factor, 1981; Bouaricha et al., 1994; Ruppert and Barnes, 1996).

Especie	Estadios larvarios	Referencia
<i>Leander (Palaemon) serratus</i>	Z1-Z9	Sollaud (1912)
<i>Leander (Palaemon) serratus</i>	Z1-Z9	Sollaud (1923)
<i>Palaemon serratus</i>	Z1-Z8	Carli (1978)
<i>Palaemon serratus</i>	Z1-Z9	Fincham (1983)
<i>Palaemon serratus</i>	Z1-Z9	Fincham y Figueras (1986)
<i>Palaemon serratus</i>	Z1-Z6	Yagi (1986)
<i>Palaemon serratus</i>	Z1-Z7	Ramonell (1987)
<i>Palaemon serratus</i>	Z1-Z8	Barnich (1996)

Tabla 1. Estadios de zoea de *Palaemon serratus* según varios autores. Nota: los distintos estadios de zoea se representan como Z. Adaptado a partir de (González-Gordillo et al., 2001).

2. La muda o ecdisis de *Palaemon serratus*

El proceso de ecdisis provoca cambios metabólicos, citológicos y etológicos: incremento en el consumo de oxígeno, acumulación de lipoproteínas y gránulos acidófilos en las células epidérmicas o consumo del viejo exoesqueleto tras la ecdisis (Reeve, 1969). El proceso completo de muda o ecdisis se divide en cuatro fases en función del estado del tegumento: proecdisis, ecdisis, postecdisis e intermuda (figura 1). Durante la proecdisis se acumulan reservas alimenticias y aumenta la concentración de calcio en la hemolinfa debido a la reabsorción de éste de la procutícula (Arlot-Bonnemains et al., 1986). El calcio reabsorbido se acumula en estructuras denominadas gastrolitos que serán disueltos en la postecdisis y usados como fuente mineral para la nueva cutícula (Tom et al., 2014). Durante la proecdisis también se produce el fenómeno de apólis: separación de la epidermis de la vieja cutícula gracias a la acción de enzimas proteolíticas y quitinolíticas (Spindler-Barth et al., 1990). Durante esta fase se sintetizan además las nuevas epicutícula y exocutícula por parte de las células epidérmicas (Tom et al., 2014). La ecdisis *per se* es un proceso breve caracterizado por la ingesta de agua y la salida del organismo del viejo exoesqueleto o exuvia. Durante la postecdisis se sintetiza la nueva endocutícula y se produce la calcificación de la procutícula, además de perder el agua ingerida anteriormente. El organismo también encoge de tamaño para permitir el crecimiento durante la posterior intermuda (Hickman et al., 2002). Por último, en el período de intermuda el organismo crece y la endocutícula aumenta de grosor, se endurece y se calcifica progresivamente.

2.1. Regulación hormonal de la muda

Todo el proceso de muda está bajo control endocrino (Techa and Chung, 2013). Se ha comprobado que este mecanismo de control hormonal es similar tanto en zoeas como en los estadios juveniles y adultos, y que este control a su vez está asociado al desarrollo de sus glándulas y órganos asociados (Webster and Dirksen, 1991). Aunque el conocimiento de la regulación hormonal de la muda está todavía incompleto, sí que se conoce bastante bien el papel antagónico que juegan dos hormonas esenciales.

Por un lado se encuentra la hormona inhibidora de la muda, que es secretada y almacenada posteriormente en la glándula sinusal (Hartnoll, 2001). Esta hormona provoca la reducción de los niveles de síntesis de su antagónico, los ecdisteroides (Anger, 2001; Hartnoll, 2001). Los ecdisteroides son hormonas esteroideas que inducen el proceso de muda y están presentes, principalmente, en dos formas: ecdisona y 20-hidroxiecdisona (ésta última es la forma fisiológicamente activa) (Das et al., 2016). La interacción entre ambas hormonas crea los ciclos de muda: la ecdisteroidogénesis se inhibe durante la fase de intermuda debido a la acción constante de la hormona inhibidora de la muda, se activa en proecdisis y se vuelve a reprimir en postecdisis (Zou and Bonvillain, 2004). En la interacción entre estas dos hormonas intervienen otras. Algunos ejemplos son la hormona hiperglucémica de crustáceos, que moviliza la glucosa a los tejidos durante respuestas a estrés (Hartnoll, 2001) e inhibe la síntesis de ecdisteroides; el metil farnesoato, una hormona sesquiterpenoide de estructura similar a la hormona juvenil de insectos que estimula la vitelogénesis en la etapa adulta (Hartnoll, 2001) y estimula la producción de ecdisteroides. Otra hormona

1 (Skinner1962).png

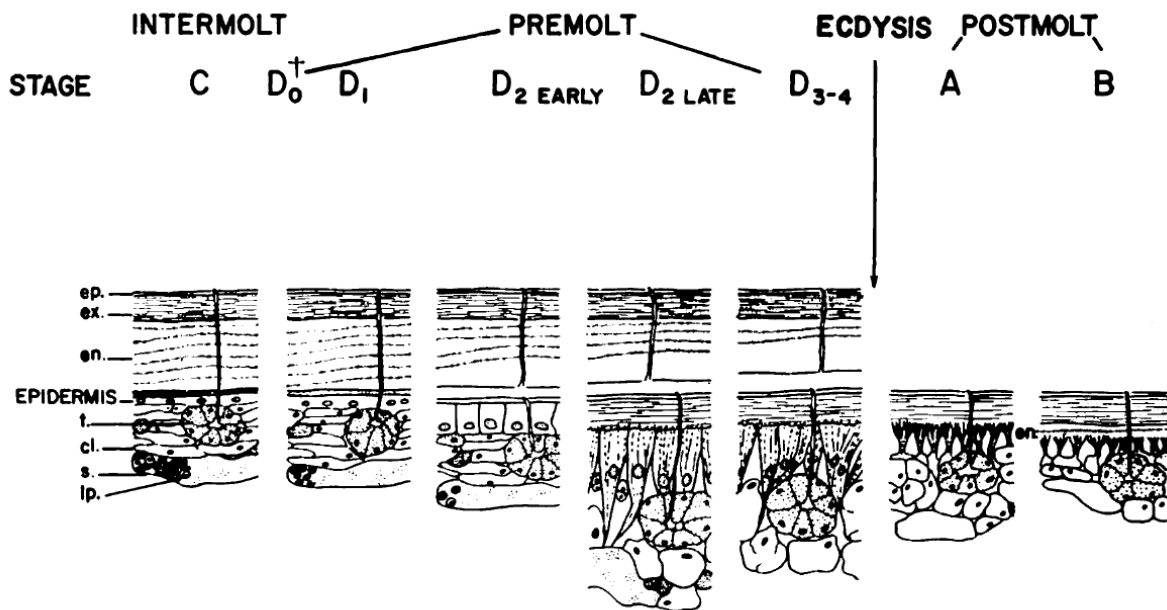


Figura 1: Fases del proceso de muda. La fase de proecdysis se subdivide a su vez en cuatro etapas: D₀, donde ocurre la apólisis y se regeneran las extremidades autotomizadas si las hubiera; D₁, donde se produce la reabsorción de calcio de la procutícula; D₂, donde ocurre la síntesis de la epicutícula y exocutícula y aumenta el consumo de oxígeno; D₃ y D₄, sin síntesis de cutícula y caracterizadas por el cambio de color de la hemolinfa. La fase de postecdysis se subdivide en dos etapas: en la B se produce la síntesis de la endocutícula, que continuará durante la fase de intermuda. Abreviaciones: ep, epicutícula; ex, exocutícula; en, endocutícula; t, glándula; cl, célula de Leydig; s, capilar; lp, lipoproteínas. Figura extraída de Skinner, 1962.

implicada indirectamente en la ecdisteroidogénesis es la hormona inhibidora del órgano mandibular, un neuropéptido que reprime una de las enzimas implicadas en la biosíntesis del metil farnesoato (Wainwright et al., 1996). Una última hormona a destacar por su importancia en la calcificación de la cutícula es la calcitonina. Se ha visto que la calcitonina hemolinfática alcanza su máximo en postecdysis, cuando la concentración de calcio en hemolinfa es mínima y ocurre la calcificación; mientras que el mínimo de calcitonina ocurre durante la intermuda y la proecdysis temprana, cuando la concentración de calcio es máxima (Arlot-Bonnemains et al., 1986).

2.2. Regulación genética de la muda

La regulación genética de la muda es aun más complicada que la hormonal y permanece en constante investigación. La 20-hidroxiecdisona es el regulador central en la formación de la cutícula ya que inicia la cascada de activación génica que provoca la ecdysis. En un inicio la 20-hidroxiecdisona se une a sus dos receptores nucleares y cuando se forma el complejo, éste se une a elementos de respuesta a ecdisona y a promotores de genes de respuesta a ecdisteroides, que codifican para factores transcripcionales (Puthumana et al., 2017). Estos factores transcripcionales se clasifican como genes tempranos y regulan la activación de genes involucrados en el proceso de ecdysis, los cuales se conocen como genes tardíos. Algunos de los factores transcripcionales tempranos inducidos por la 20-hidroxiecdisona son E74, E75 o el factor 11 asociado al complejo SAGA (Qian et al., 2014). SGF11 es requerido para la expresión de algunos genes de respuesta a ecdisona como EcR o E74, mientras que E74 y E75 provocan la expresión o represión de genes tardíos implicados en la proliferación celular, diferenciación de tejidos y muda (Du-

brovsky, 2005). Algunos de los genes tardíos reprimidos por E75 durante la proecdisis son la cathepsina-L, una proteasa involucrada en la degradación de proteínas durante la ecdisis, o la hemocianina, una proteína hemolinfática que transporta el oxígeno requerido por el proceso de muda (Qian et al., 2014). La 20-hidroxiecdisona también induce, a través de E75, la transcripción de genes tardíos que codifican para quitinasas y Acetilglucosaminidasas, enzimas implicadas en la degradación o hidrólisis de la quitina durante la apólis (Zou and Bonvillain, 2004)). Por otro lado, durante la proecdisis se induce la expresión de quitina-sintetasas que sintetizan la quitina de la nueva cutícula una vez se ha producido la apólis (Qian et al., 2014). Durante la postecdisis se ha visto que se induce también la expresión de actina F, tubulina, troponina y esquelmina (proteínas del citoesqueleto o asociadas a éste). Sus cambios de expresión podrían estar relacionados con el incremento de los niveles de ecdisteroides y con el aumento de tamaño del organismo durante la ecdisis cuando se produce la ingesta de agua (Tom et al., 2014).

Fórmula matemática de crecimiento exponencial (por meter alguna):

$$\frac{dN}{dT} = r * N$$

3. Bibliografía

Referencias

- Anger, K. (2001). *The Biology of Decapod Crustacean larvae*. Number 1. Helgoland, s.n., 1 edition.
- Arlot-Bonnemains, Y., Van-Wormhoudt, A., Favrel, P., Fouchereau-Péron, M., Milhaud, G., and Moukhtar, M. (1986). Calcitonin-like peptide in the shrimp *palaemon serratus* (crustacea, decapoda) during the intermolt cycle. *Experientia*, 4(1):419–420.
- Bellon-Humbert, C., Thijssen, M., and Van Herp, F. (1978). Development, location and relocation of sensory and neurosecretory sites in the eyestalks during the larval and postlarval life of *palaemon serratus* (pennant). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 58(4):851–868.
- Bouaricha, N., Charmantier-Daures, M., Thuet, P., Trilles, J., and Charmantier, G. (1994). Ontogeny of osmoregulatory structures in the shrimp *penaeus japonicus* (crustacea, decapoda). *The Biological Bulletin*, 186(1):29–40.
- Das, S., Pitts, N., Mudron, M., Durica, D., and Mykles, D. (2016). Transcriptome analysis of the molting gland (y-organ) from the blackback land crab, *gecarcinus lateralis*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 17(1):26–40.
- Dubrovsky, E. (2005). Hormonal cross talk in insect development. *TRENDS in Endocrinology and Metabolism*, 16(1):6–11.
- Factor, J. (1981). Development and metamorphosis of the digestive system of larval lobsters, *homarus americanus* (decapoda: Nephropidae). *Journal of Morphology*, 169(1):225–242.
- Felício, M., Viegas, M., Santos, P., and Carvalho, F. (2002). Estudio de la actividad reproductora del camarón *palaemon serratus* (pennant, 1777) capturado en angeiras (costa norte de portugal). *Instituto Español de Oceanografía*, 18(1-4):159–163.
- Figueras, A. (1986). Crecimiento de *palaemon adspersus* (rathke, 1837) y *palaemon serratus* (pennant, 1777) (decapoda: Natantia) en la ría de vigo (so de españa). *Instituto de Investigaciones Pesqueras de Vigo*, 50(1):117–126.
- Fincham, A. and Figueras, A. (1986). Larval keys and diagnoses for the subfamily *palaemonidae* (crustacea: Decapoda: Palaemonidae) in the north-east atlantic referencias — 33 — larval keys and diagnoses for the subfamily *palaemonidae* (crustacea: Decapoda: Palaemonidae) in the north-east atlantic and aspects of functional morphology. *Journal of Natural History*, 20(1):203–224.

- Forster, G. (1951). The biology of the common prawn, leander serratus (pennant). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 30(2):333–360.
- González-Gordillo, J., Dos Santos, A., and Rodríguez, A. (2001). Checklist and annotated bibliography of decapod crustacean larvae from the southwestern european coast (gibraltar strait area). *Scientia Marina*, 65(4):275–305.
- González-Ortegón, E. and Cuesta, J. (2006). An illustrated key to species of palaemon and palaemonetes (crustacea: Decapoda: Caridea) from european waters, including the alien species palaemon macrodactylus. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86(1):93–102.
- González-Ortegón, E. and Giménez, L. (2014). Environmentally mediated phenotypic links and performance in larvae of a marine invertebrate. *Marine Ecology*, 502(1):185–195.
- Guerao, G. and Ribera, C. (1995). Growth and reproductive ecology of palaemon adspersus (decapoda, palaemonidae) in the western mediterranea. *Ophelia*, 43(3):205–213.
- Hartnoll, R. (2001). Growth in crustacea. twenty years on. *Hydrobiologia*, 449(1):111–122.
- Hickman, C., Roberts, L., and Larson, A. (2002). *Principios Integrales de Zoología*. McGraw-Hill Interamericana, 5 edition.
- Puthumana, J., Lee, M., Han, J., Kim, H., Hwang, D., Jung, J., and Lee, J. (2017). Ecdysone receptor (ecr) and ultraspiracle (usp) genes from the cyclopoid copepod paracyclopina nana: identification and expression in response to water accommodated fractions (wafs). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 192(1):7–15.
- Qian, Z., He, S., Liu, T., Liu, Y., Hou, F., Liu, Q., Wang, X., Mi, X., Wang, P., and Liu, X. (2014). Identification of ecdysteroid signaling late-response genes from different tissues of the pacific white shrimp, litopenaeus vannamei. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 172(Part A):10–30.
- Ramonell-Goyanes, R. (1987). Estudio morfológico de los estadios larvarios del camarón palaemon serratus (pennant, 1777). *Investigación Pesquera*, 51(1):545–560.
- Reeve, M. (1969). Growth, metamorphosis and energy conversion in the larvae of the prawn, palaemon serratus. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 49(1):77–96.
- Rodríguez, A. (1981). Growth and sexual maturation of penaeus kerathurus (forskal, 1775) and palaemon serratus (pennant) in salt ponds. *Aquaculture*, 24(1):257–266.
- Ruppert, E. and Barnes, R. (1996). *Zoología de los Invertebrados*, volume 1. McGraw-Hill Interamericana Editores S.A., 6 edition.
- Spindler-Barth, M., Van Wormhoudt, A., and Spindler, K. (1990). Chitinolytic enzymes in the integument and midgut-gland of the shrimp palaemon serratus during the moulting cycle. *Marine Biology*, 106(1):49–52.
- Techa, S. and Chung, J. (2013). Ecdysone and retinoid-x receptors of the blue crab, callinectes sapidus: cloning and their expression patterns in eyestalks and y-organs during the molt cycle. *Gene*, 527(1):139–153.
- Tom, M., Manfrin, C., Chung, S., Sagi, A., Gerdol, M., De Moro, G., Pallavicini, A., and Giulianini, P. (2014). Expression of cytoskeletal and molt-related genes is temporally scheduled in the hypodermis of the crayfish procambarus clarkii during premolt. *The Journal of Experimental Biology*, 217(1):4193–4202.
- Wainwright, G., Webster, S., Wilkinson, M., Chung, J., and Rees, H. (1996). Structure and significance of mandibular organ-inhibiting hormone in the crab, cancer pagurus. *The Journal of Biological Chemistry*, 271(22):12749–12754.
- Webster, S. and Dirksen, S. (1991). Putative molt-inhibiting hormone in larvae of the shore crab carcinus maenas l.: an immunocytochemical approach. *The Biological Bulletin*, 180(1):65–71.
- Zariquiey-Álvarez, R. (1968). *Crustáceos Decápodos Ibéricos*, volume 32. Investigación Pesquera.
- Zou, E. and Bonvillain, R. (2004). Chitinase activity in the epidermis of the fiddler crab, uca pugilator, as an in vivo screen for molt-interfering xenobiotics. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 139(4):225–230.